Vegetative Sproßbildung an den Archegonständen von Fimbriaria Zollingeri St.

Von

Charlotte Benedict.

Mit 7 Figuren im Text.

Im Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem ist für die Moose ein besonderes Gewächshaus eingerichtet. Hier werden Laubmoose und besonders Lebermoose in größerer Anzahl kultiviert. Außer den europäischen Lebermoosen befindet sich hier eine Reihe von exotischen *Hepaticae*, deren Zahl durch die ungünstigen Kriegsjahre leider recht vermindert worden ist.

In dem kleinen Kalthaus sind auf und unter den Tabletten und Stellagen Hügel von Erdreich aufgeschichtet, an deren Hängen die Lebermoose einen ihrem natürlichen Wachstum möglichst angepaßten Standort finden. Zwischen den Erdhügeln befinden sich Gruppen von Tuffsteinen (Kunsttuff), die auch zum größten Teile von den Lebermoosrasen überzogen sind. Besondere Gattungen wie z. B. die Riccien werden in Tonschalen kultiviert.

Im Frühjahr und Sommer 1915 entwickelte sich eine Art von *Fimbriaria* ganz auffallend reich. Sie wurde unter dem Namen *Fimbriaria Blumeana* Nees kultiviert. Diese Bestimmung der Spezies erschien mir bei näherer Untersuchung unrichtig. Da damals das Lebermoosmaterial des Berliner botanischen Museums noch nicht geordnet und deshalb ein Vergleich mit sicher bestimmtem Originalmaterial nicht möglich war, schickte ich einige Exemplare an Herrn Prof. Schiffner nach Wien zur Revision.

Herr Prof. Schiffner antwortete mir in der freundlichsten Weise auf meine Anfrage: »Die gesandte *Fimbriaria* habe ich untersucht, bin aber bisher noch zu keinem abschließenden Urteil gekommen. Es wäre sehr wichtig zu ermitteln, woher diese Pflanze stammt. Ich vermute, daß es dieselbe Pflanze ist, die ich vor langer Zeit von Jena unter dem Namen *F. Blumeana* erhielt und in Prag (und später hier in Wien) kultiviert

habe. Daß es *F. Blumeana* nicht ist[1]), sah ich sofort und bestimmte sie wegen der fast völligen Übereinstimmung der vegetativen Organe als *F. Zollingeri*, die ich von Java und Sumatra her genau kenne, wo ich sie selbst mehrfach gesammelt habe. In meinen Kulturen hat die Pflanze bisher nie Sporogone entwickelt. Nun fand ich an dem von Ihnen gesandten Material ein Sporogon mit schon ziemlich gut entwickelten Sporen, die aber von denen der *F. Zollingeri* weit abweichen. Ob dies darauf zurückzuführen ist, daß die Sporen nicht ganz reif sind, kann ich nach diesem einzigen Sporogon nicht entscheiden. Falls aber die Sporen auch im reifen Zustand so beschaffen sind, dann müßte hier eine von *F. Zollingeri* verschiedene neue Art vorliegen. Um sie zu beschreiben, wäre natürlich notwendig zu erfahren, woher sie stammt. Vielleicht kann Prof. Stahl darüber Auskunft geben, denn ich vermute, daß Berlin die Pflanze auch aus Jena direkt oder indirekt erhalten hat.«

Leider war es mir nun nicht möglich, die Heimat der kultivierten *Fimbriaria*-Art festzustellen, da in den Listen des botanischen Gartens keine Bemerkung über dieses Lebermoos zu finden war. Deshalb schrieb ich, nachdem ich die Auskunft von Herrn Prof. Schiffner erhalten hatte, sofort an Herrn Prof. Stahl in Jena. Leider war auch hier nichts von einer Übersendung von Material der *Fimbriaria Blumeana* an den Berliner botanischen Garten zu ermitteln. Ebenso erfolglos blieb eine Anfrage bei dem Hamburger Botanischen Garten.

Jetzt im Jahre 1919 habe ich an dem von mir in den Jahren 1915 bis 1917 in Alkohol eingelegten Material der *Fimbriaria* Spec. glücklicherweise Archegonstände mit fast reifen Sporen gefunden und war jetzt imstande, durch das inzwischen geordnete und inserierte Herbarmaterial von *Fimbriaria Zollingeri* St. einen zuverlässigen Vergleich auszuführen. Ich nahm reife Sporen des Originalmaterials der Art (Java: Zollinger n. 2843) und konnte an dem in Chloralhydrat aufgehellten Material feststellen, daß die Vermutung von Herrn Prof. Schiffner durchaus zutreffend war, daß die von ihm beobachteten Unterschiede zwischen den Sporen der echten *Fimbriaria Zollingeri* und den Sporen der im Berliner Garten kultivierten Pflanzen auf Altersunterschieden beruhen. Ich fand, daß weder in der Größe, noch an dem Saume, noch an den durch die Aufstellung deutlich hervortretenden Netzleisten irgend welche deutlich bemerkbaren Unterschiede wahrzunehmen waren. Ebenso stimmten die Elateren überein bis auf die Abweichung, daß bei dem Berliner Material einzelne Elateren eine eigentümliche Gabelung zeigen. Man konnte in den Präparaten alle Zwischenstufen von einfachen bis zu vollkommen gegabelten Elateren feststellen.

---

1) Die Beschreibung von *F. Blumeana* in Stephani, Spec. Hep., ist unrichtig und bezieht sich auf eine ganz andere Pflanze. Ich kenne *F. Blumeana* nach dem Orig. Ex.; sie gehört in eine ganz andere Sektion der Gattung.

Da ich die von Herrn Prof. Schiffner gefundene Übereinstimmung mit den vegetativen Organen von *Fimbriaria Zollingeri* auch bei dem Vergleich des Berliner Materials mit den von Zollinger gesammelten Exemplaren feststellen konnte, so habe ich keinen Zweifel, daß das im Berliner botanischen Garten kultivierte Lebermoos *Fimbriaria Zollingeri* St. ist.

Zur Nomenklatur der Gattung *Fimbriaria* möchte ich noch einige Bemerkungen hier einfügen.

Im Jahre 1820 hat Nees von Esenbeck die Lebermoosgattung *Fimbraria* aufgestellt (in Horae Physicae Berolinenses p. 44, Tab. V. Fig. 3). Alle späteren Autoren, auch Nees später selbst (1838[1]), haben die Gattung *Fimbriaria* genannt, da der erste Name offenbar unrichtig gebildet war (*Fimbria* = Franse).

Im Jahre 1823 veröffentlichte Corda (in Opiz, Beiträge zur Naturgeschichte Bd. I) die Gattung *Hypenantron*, die später in die Gattung *Fimbriaria* eingezogen wurde; Corda hat 1838[1]) selbst den Gattungsnamen *Fimbriaria* angenommen.

Was Schiffner bewogen hat, in seiner Bearbeitung der javanischen Lebermoose[2]) den Namen *Hypenantron* aufzunehmen und *Fimbriaria* als Synonym anzusetzen, ist mir unverständlich geblieben.

In dem Gewächshaus überzogen im Sommer 1915 die lichtgrünen Thalli der *F. Zollingeri* in dichten, zusammenhängenden Rasen die Erdhänge und überwucherten den eingelagerten Tuffstein. Aus den Thalli gingen zahllose lichtgrüne Archegonstände hervor. (Die Antheridien sind bei *Fimbriaria* dicht hinter dem Träger des Archegonstandes im Thallus eingesenkt.) An den Archegonständen wurden Sporogone entwickelt, in denen auch die Sporen zur Reife kamen.

Dieses üppige Wachstum hielt monatelang an. Erst gegen den Spätherbst konnte ich ein allmähliges Verblassen der früher frischgrünen Thalli und Archegonstände feststellen; es trat immer mehr eine starke Untermischung von gelben und roten Farben hervor[3]). Besonders zeigten die Ränder der Thalli und der Archegonstände eine dunkelviolettrote Färbung, ja die jüngeren, noch ungestielten Archegonstände waren zuweilen vollständig dunkelrot gefärbt. Die Produktion von Archegonständen hatte unter der allgemeinen Veränderung nicht gelitten, sie erschien im Gegenteil fast noch lebhafter.

Im November 1915 beobachtete ich hin und wieder eine eigenartige

---

1) Nees von Esenbeck, Naturgeschichte der europäischen Lebermoose Bd. IV. (1838) p. XXXI, p. 54, 259.

2) Die *Hepaticae* der Flora von Buitenzorg Bd. I. (1900) p. 20.

3) Die Gattung *Fimbriaria* hat die Eigentümlichkeit, daß die Thalli, die Träger der Archegonstände und zuweilen auch die Archegonstände, sich rot verfärben. Im allgemeinen aber zeigt die *Fimbriaria Zollingeri* bei normalem Wachstum eine rein grüne Färbung.

Erscheinung bei *Fimbriaria Zollingeri*, die im Laufe des Winters häufiger wurde, immerhin aber vereinzelt blieb. An mehreren Archegonständen waren kleine Sprosse entstanden, die sich bei näherer Betrachtung als normale Thalli mit Rhizoiden und Ventralschuppen herausstellten. In einzelnen wenigen Fällen hatte sich am Vegetationspunkt dieser Mikrothalli, wie ich sie nennen möchte, ein neuer Archegonstand entwickelt. Die Exemplare mit den geschilderten Sprossungen standen vereinzelt eingestreut auf einem etwa handgroßen Raum inmitten eines etwa 1 qm großen üppigen Rasens von zahlreichen normalen *Fimbriaria*-Pflanzen. Der Platz, auf dem die Archegonstände mit Mikrothallus zwischen den normalen Pflanzen standen, war insofern ungünstig, als die Pflanzen hier fast ohne Erdreich auf einem Tuffsteinvorsprung vegetierten.

Immerhin war das Auftreten der Archegonstände mit Mikrothallus ein recht sporadisches; ich konnte im Laufe der Wintermonate etwa 30 anormale Exemplare unter zahllosen normalen aussuchen.

Bemerkenswert erscheint es mir, daß die Mikrothalli sich ziemlich spät entwickeln; erst wenn die Träger der Archegonstände schon eine beträchtliche Höhe erreicht haben, sind an den Archegonständen die Mikrothalli wahrnehmbar. An noch sitzenden Archegonständen habe ich keine Spur von ihnen bemerken können.

Die abnormen Exemplare von *Fimbriaria Zollingeri* boten etwa folgendes Bild: Von dem Vegetationspunkt eines normalen, etwas gelblich oder rötlich verfärbten Thallus erhob sich der lange Träger mit dem halbkugligen Archegonstand. Von der Unterseite des Archegonstandes trat ein kleiner Thallus hervor, der durchaus normal gebildet und mit Rhizoiden und Ventralschuppen versehen war. An dem Vegetationspunkt dieser Mikrothalli fand sich in einigen Fällen ein (sekundärer) Archegonstand, bei einem Exemplar hatte dieser sekundäre Archegonstand einen einige Millimeter hohen Träger. In mehreren Fällen fand ich an dem Mikrothallus noch einen tertiären Sproß. Bei einigen *Fimbriaria*-Pflanzen beobachtete ich sogar einen sekundären Sproß mit sekundärem Archegonstand und tertiärem Sproß.

Die primären Archegonstände zeigten gewöhnlich nur am Rande eine dunkelviolettrote Färbung, während die sekundären häufig vollständig dunkelrot gefärbt waren [1]).

Bei näherer Betrachtung der abnormen *Fimbriaria*-Pflanzen traten deutliche Unterschiede im Vergleich mit normalen Pflanzen gleicher Alters- und Entwicklungsstufe hervor. Die Exemplare mit Mikrothallus fielen durch ihr robusteres Aussehen auf, die Träger der Archegonstände waren von besonders kräftiger Struktur und gewöhnlich auch länger als bei den nor-

---

1) Der rote Farbstoff in den *Fimbriaria*-Pflanzen hat eine vier Jahre dauernde Aufbewahrung in Alkohol fast unverändert ertragen.

malen Archegonständen. Die im Jugendstadium kugelig gewölbten Archegonstände, welche in normalem Zustande in einem bestimmten Entwicklungsalter eine mehr flache, schirmförmige Gestalt annehmen, hatten in den besonderen Fällen die kugelig gewölbte Form, auch in fast ausgewachsenem Zustande, beibehalten; nur waren die Archegonstände, verglichen mit den normalen, von kompakterer, man möchte fast sagen fleischiger Struktur.

Da nach den Untersuchungen von W. Kreh[1]) sämtliche Organe der Lebermoose der Regeneration fähig sind (mit Ausnahme der Antheridien), so kamen für die Entstehung jener sekundären Sprosse verschiedene Möglichkeiten in Frage.

Die Annahme, es könnte sich um die vegetative Entwicklung einer Zellgruppe des Sporogons handeln, erwies sich bei eingehenderer Untersuchung als unmöglich, da es sich herausstellte, daß an den Archegonständen mit Mikrothallus nie Sporogone zur Entwicklung kamen. Da nun sämtliche in der Nachbarschaft stehende normale Archegonstände gleicher Entwicklungs- und Altersstufe junge Sporogone aufwiesen, so mußte ich zunächst annehmen, daß bei den Archegonständen mit Mikrothallus besondere Umstände die Entwicklung der Sporogone verhindert, eventuell eine Befruchtung der Archegonien überhaupt nicht stattgefunden hatte.

Eine Beantwortung dieser Fragen konnte nur durch eine sorgfältige Untersuchung mit Hilfe von Mikrotomschnitten erfolgen.

Von den im Laufe des November, Dezember und Januar gesammelten Exemplaren mit Mikrothallus wurden vier charakteristische Abnormitäten gezeichnet und danach für Mikrotomschnitte vorbereitet. Bei der Präparation wurde folgendermaßen vorgegangen. Das frische Material wurde zunächst in einer Mischung von Eisessig und Alkohol fixiert und später mit Hilfe von Chloroform in Paraffin eingeschmolzen. Die gewonnenen Mikrotomschnitte hatten eine ungefähre Dicke von 25 μ. Die erste, dritte und vierte Schnittserie wurde in einer alkoholischen Lösung von Methylgrün gefärbt. Alle Präparate wurden in Canadabalsam eingeschlossen. Das Objekt der ersten Schnittserie bestand aus einem Archegonstand mit Mikrothallus. Es wurde durch das Mikrotom in 144 Längsschnitte zerlegt. Die Zellwände traten durch die Methylgrünfärbung deutlich hervor.

Bei der genauen Durchmusterung sämtlicher Schnitte der Serie I fiel mir sofort das Fehlen jeglicher Sporogone an dem primären Archegonstand auf; es fand sich an diesem nur ein einziges Archegonium, das auf drei nacheinanderfolgenden Längsschnitten zu beobachten war. Eine Befruchtung desselben ließ sich nicht sicher feststellen.

Die Untersuchung der Antheridien ließ nicht mehr erkennen, ob aus diesen lebensfähige Spermatozoiden hervorgegangen waren.

---

1) W. Kreh, Über die Regeneration der Lebermoose. Nova Acta Leop. Acad. Vol. XC. (1906) p. 279.

Schon nach der Durchsicht des ersten Drittels der Schnitte konnte man an der Übergangsstelle zwischen Archegonstand und Träger eine einseitige Vermehrung der isodiametrischen Zellen wahrnehmen, die auf den nachfolgenden Schnitten ständig zunahm und schließlich auf den medianen Schnitten als ein breiter Gewebestreifen aus dem Archegonstand hervortrat. Die Zellen dieses Sprosses waren zunächst alle von gleichmäßig isodiametrischer Gestalt. Eine Differenzierung in Assimilationsgewebe und Mittelrippe konnte ich erst beobachten, nachdem der Sproß einige Millimeter unter dem ihn überdachenden Archegonstand hervorgetreten war. Gegen den Vegetationspunkt des sekundären Sprosses konnte ich eine Verminderung der Mittelrippenzellen und schließlich ein völliges Verschwinden derselben feststellen; der Thallusquerschnitt bestand dann nur noch aus Assimilationsgewebe. An dem Mikrothallus waren zahlreiche Ventralschuppen und Rhizoiden vorhanden, obgleich der Sproß frei in der Luft hing und nirgends die Möglichkeit, mit Erdreich in Berührung zu kommen, bestanden hatte. Die glatten Rhizoiden waren in der Mehrzahl vorhanden.



Fig. 1. Thallus mit ventralem Sproß und zwei Archegonständen, der eine Archegonstand entfernt bis auf ein kleines Stück des Trägers. Der zweite Archegonstand mit vegetativem Sproß. Am Vegetationspunkt des vegetativen Sprosses ein sekundärer Archegonstand. $2^1/_2\times$ vergr.

Wie aus der Untersuchung des 1. Objektes hervorgeht, ist der Mikrothallus ein rein vegetativer Ventralsproß des Archegonstandes.

Das Objekt der Schnittserie II (Fig. 1) zeigt äußerlich von dem ersten Objekt abweichende Verhältnisse; am Vegetationspunkt des Mikrothallus befindet sich ein sekundärer noch ungestielter Archegonstand.

Diese Serie wurde, nachdem sie vom Paraffin befreit, einem anderen Färbeverfahren unterworfen. Es kam mir darauf an, die Zellkerne sichtbar zu machen, um vielleicht auf diesem Wege Aufschlüsse über die Entstehung der Sprosse zu erhalten.

Das Ergebnis, welches die Untersuchung der Präparate brachte, war nach verschiedenen Richtungen von Interesse.

Zunächst kam ich bei der Frage über die Entstehung des Mikrothallus zu demselben Resultat wie bei dem ersten Präparat, daß es sich um einen vegetativen Sproß des Archegonstandes handelt. Die gefärbten Zellkerne

gaben keine weiteren Aufschlüsse über die Vorgänge bei der Entstehung. Ich konnte nur feststellen, daß auf der Unterseite des primären sowie des sekundären Archegonstandes und am oberen Ende des Trägers die meisten Zellkerne vorhanden waren; offenbar fand an diesen Stellen das lebhafteste Wachstum statt. Über den anatomischen Aufbau des vegetativen Sprosses machte ich zunächst dieselben Beobachtungen wie bei dem ersten Objekt; ebenso wie bei diesem bestand der Thallus an seiner Entstehungsstelle, und ehe er unter dem Archegonstand hervortrat, nur aus isodiametrisch-parenchymatischen Zellen, und genau wie bei dem ersten Objekt trat, sobald der Sproß einige Millimeter unter dem Archegonstand hervorgetreten war, eine Differenzierung in Kammergewebe und Mittelrippe ein. Gegen den Vegetationspunkt wiederum fand eine Veränderung statt, indem das isodiametrische Gewebe (Mittelrippe) allmählich an Ausdehnung abnahm, um

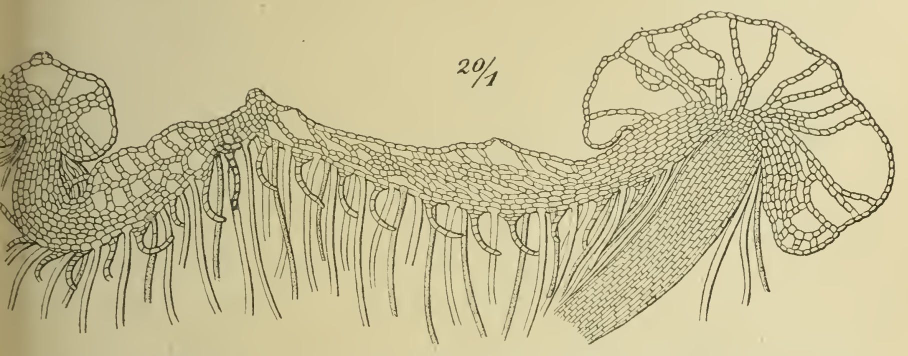


Fig. 1a. Längsschnitt durch den Archegonstand, den vegetativen Sproß und den sekundären Archegonstand von Fig. 1.

schließlich vollständig zu verschwinden, so daß der Thallus nur noch aus Assimilationsgewebe bestand. An dem Vegetationspunkt trat endlich ein isodiametrisches geschlossenes Gewebe auf, aus dem die länglichen Zellen des Trägers hervorgehen. Soweit der Thallus von dem sekundären noch sitzenden Archegonstand gedeckt ist, findet sich auf dem Längsschnitt kein Luftkammer-, sondern nur geschlossenes Gewebe.

Durch Querschnitte konnte ich feststellen, daß an den vegetativen Sprossen des Archegonträgers eine bedeutend umfangreichere Mittelrippe ausgebildet wird als bei den normalen Thalli. (Bei Objekt III werde ich eine noch ausgedehntere Entwicklung des parenchymatischen Gewebes zu schildern haben.)

Besonders beachtenswert war ferner bei dem zweiten Objekt, daß hier eine vollständige Unterdrückung der generativen Organe stattgefunden hatte; weder an dem primären, noch an dem sekundären Archegonstand waren irgendwelche Spuren von Archegonien zu beobachten. Ebenso fehlten in diesem Fall auch die Antheridien vollständig.

Das Objekt III (Fig. 2) zeigt eine völlige Deformation des Archegonstandes. Der tief dunkelrot gefärbte Archegonstand besitzt an der einen Seite einen kräftigen Sproß, an dessen Bildung die Zellen der Ober- wie der Unterseite des Archegonstandes beteiligt sind im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Fällen, bei denen die vegetativen Sprosse sich nur aus den Zellen der Unterseite des Archegonstandes (ventral) entwickelt hatten. Hier dagegen war der ganze Archegonstand (wie auch aus der Abbildung deutlich hervorgeht) seitlich ausgewachsen. Der Sproß hatte hatte sich also ventral und lateral[1]) entwickelt.

Durch den seitlich sich entwickelnden Sproß hat sich die normale vertikal aufrechte Stellung des Archegonstandes in eine seitlich horizontale verändert. Der Träger des Archegonstandes war infolgedessen aus seiner natürlichen Lage gedrängt und hatte eine Krümmung erfahren. Der Archegonstand besitzt die allen hier angeführten Abnormitäten eigene fleischige Konsistenz, dagegen eine etwas abweichende kegelförmige Gestalt. Der Sproß besitzt Rhizoiden und Ventralschuppen, ferner hatten sich an dem Vegetationspunkt zwei tertiäre kleine Sprosse entwickelt.



Fig. 2. Deformierter Archegonstand mit vegetativem Sproß, an dessen Vegetationspunkt zwei ventrale Sprosse. $2^1/_2\times$ vergr.

Die mit Methylgrün gefärbte Schnittserie zeigte, daß auch die innere anatomische Ausgestaltung des Archegonstandes erheblich von der der normalen fertilen, ja auch von derjenigen der bisher beschriebenen halbsterilen und völlig sterilen Archegonstände abwich.

Bei Betrachtung der Archegonstände der letzteren fällt sofort die große Ausdehnung des Assimilationsgewebes, das sich weit in das Innere des Archegonstandes hineinerstreckt, und die geringe Ausbildung des geschlossenen parenchymatischen Gewebes auf, das nur an der Basis des Kopfes, an der Stelle, wo der Träger in den Archegonstand mündet und dem hier entspringenden vegetativen Sproß auftritt.

Ein wesentlich anderes Bild boten die medianen Schnitte durch den jetzt zu betrachtenden Archegonstand. Es zeigte sich, daß der Kopf im Innern aus einem Gewebe isodiametrischer Zellen bestand. Um dieses geschlossene Zellgewebe legte sich halbringförmig ein breiter Kranz von großkammerigem Assimilationsgewebe. Seitlich setzte sich dieses geschlossene parenchymatische Gewebe in den vegetativen Sproß fort. Der Sproß bestand zunächst nur aus Parenchym, und, obgleich derselbe auch lateral, besaß er

1) Goebel, Organographie der Pflanzen. Zweiter Teil, Heft 1, S. 561. »Eine Sproßbildung, die bei den *Marchantiales*, z. B. bei vegetativen Sprossen, nicht häufig. Indes sehen wir sie an den Ständen auftreten, z. B. bei *Preissia*, und so den Thallus fortsetzen «

im Anfang kein Assimilationsgewebe; erst in einigen Millimeter Entfernung von dem Archegonstand trat Assimilationsgewebe an dem Sproß auf. Die Differenzierung des Sprosses in Mittelrippe und Assimilationsgewebe konnte ich auf medianen Schnitten fortlaufend in fast gleicher Ausdehnung beinahe bis an den Vegetationspunkt verfolgen, im Gegensatz zu Objekt I, wo das Gewebe der Mittelrippe gegen den Vegetationspunkt allmählich erheblich schwächer wurde und schließlich ganz aufhörte.

An dem Archegonstand waren zwei Archegonien vorhanden, eine Befruchtung konnte ich bei beiden nicht nachweisen.

Das Objekt IV, welches hier ebenfalls abgebildet ist (Fig. 3), zeigt ganz ähnliche Verhältnisse wie Ojekt II. Der sekundäre Archegonstand besitzt aber einen einige Millimeter hohen Träger.



Fig. 3. Archegonstand mit vegetativem Sproß, an dessen Vegetationspunkt ein sekundärer Archegonstand. 2× vergr.

Nachdem das Objekt durch Mikrotomschnitte zerlegt war, fand ich dieselben anatomischen Befunde wie bei dem zweiten Objekt und bestätigte die dort gemachten Beobachtungen. Ich möchte gleich bemerken, daß das Objekt das älteste Entwicklungsstadium der sekundären Archegonstände darstellt, welches ich trotz monatelanger Beobachtung von *Fimbriaria Zollingeri* habe finden können. Die sekundären Archegonstände, welche auch nur sehr selten von den vegetativen Sprossen ausgebildet werden, scheinen danach eine begrenzte Entwicklungsfähigkeit zu besitzen, jedenfalls erlangten sie in den vorliegenden Fällen niemals die Größe der primären Archegonstände, noch erreichte der Träger annähernd die Höhe der primären Träger.

Noch etwas kompliziertere Verhältnisse zeigt Fig. 4. Hier finden wir an dem von dem Archegonstand ausgehenden vegetativen Sproß nicht nur einen sekundären, noch ungestielten Archegonstand, sondern auch noch einen tertiären Sproß, der an dem Vegetationspunkt des sekundären Thallus entspringt.



Fig. 4. Archegonstand mit vegetativem Sproß, sekundärem, ungestielten Archegonstand und tertiärem vegetativem Sproß. 2× vergr.

Außer den hier beschriebenen Fällen möchte ich noch die im Laufe der Wintermonate 1915 bis 16 gesammelten Exemplare von *Fimbriaria Zollingeri* erwähnen, bei denen ich an einem Archegonstand zwei vegetative Sprosse fand. In mehreren Fällen hatten sich diese Sprosse bald nach ihrem Austritt aus dem Archegonstand dichotom geteilt. Eigentümlicherweise entwickelten sich beide Sprosse stets auf der einen Seite des Archegonstandes, so daß sie dichtgedrängt, zuweilen auch übereinander, standen. Bei drei Exem-

plaren hatten sich beide dicht nebeneinander stehende Sprosse gleich nach ihrer Entstehung dichotom geteilt, so daß scheinbar vier Sprosse an dem Archegonstand vorhanden waren. Der Archegonstand war in dem einen Fall von der normalen Größe, in dem zweiten Fall bedeutend kleiner als normal.

Unter den gesammelten Exemplaren von Archegonständen mit vegetativem Sproß fand ich ferner ein Exemplar (Fig. 5), bei dem der Sproß kurz nach seiner Entstehung sich durch zweimalige Gabelung in drei Sprosse geteilt hatte. Diese fingerförmig geteilten Sprosse waren lang und ungewöhnlich schmal; sie bestanden zum größten Teil aus Gewebe der Mittelrippe; das Assimilationsgewebe war stark reduziert.

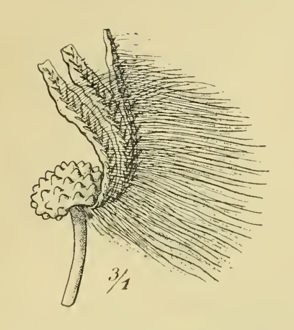


Fig. 5. Archegonstand mit Sproß, der kurz nach seiner Entstehung sich in drei Sprosse geteilt hat. Die einzelnen Sprosse auffallend lang und schmal. (Von allen drei Sprossen ist der obere Teil abgeschnitten.)

Bei allen diesen zuletzt geschilderten Objekten waren auf den Sprossen niemals Archegonstände entwickelt.

Fig. 6 zeigt ein abnormes Exemplar von *Fimbriaria Zollingeri* mit besonders üppigem Regenerationswachstum und einer sehr starken Neigung zur Dichotomie, die ich bei anderen Exemplaren dieser Art, normalen wie anormalen, in dem Maße nie beobachtet habe.

An der Spitze des primären Thallus sind durch Gabelung vier Thallusabschnitte gebildet worden, und der fünfte Abschnitt ist im Entstehen. (Diese Häufung von Sprossen läßt sich, da dieselben dicht gedrängt stehen, nur auf der Thallusunterseite deutlich wahrnehmen.) Bemerkenswert ist, daß der an dem Archegonträger entstandene Sproß eine gleiche Verzweigung, wie sie der primäre Thallus aufweist, zeigt. Der Sproß gabelt sich, kurz nachdem er aus dem Archegonträger hervorgetreten ist, in zwei Sprosse; diese beiden Sprosse wiederum teilen sich in zwei weitere Sprosse, und an den beiden hinteren Sprossen läßt sich an dem Vegetationspunkt der Beginn einer abermaligen Gabelung wahrnehmen.

Ferner möchte ich noch darauf hinweisen, daß die Antheridien, die hinter den beiden Archegonträgern stehen, in eine besonders fleischige, callöse Erhöhung eingesenkt sind, wie ich sie sonst bei den im botanischen Garten zu Berlin kultivierten Exemplaren von *Fimbriaria Zollingeri* nie wahrgenommen habe.

Gegen das Frühjahr 1916 wurden die *Fimbriaria*-Rasen geteilt und neu ausgepflanzt. Ich veranlaßte, daß dieselben auf verschiedenartige Erdmischungen gebracht wurden, auf rein sandigen, auf sandig-humosen und auf humosen Boden; ebenso wurde auf Tuffstein eine Anpflanzung gemacht. Soweit sich dies in dem Kalthaus einrichten ließ, wurde auch versucht,

durch verschieden starke Belichtung auf die *Fimbriaria*-Pflanzen einzuwirken, durch Anpflanzung auf und unter den Tabletten, auf Vorsprüngen und in Nischen.

Die *Fimbriaria*-Rasen entwickelten sich unter allen Bedingungen normal, ohne jemals an einem Standort wieder die im Jahre 1915 erreichte Üppigkeit zu erlangen. Die Ausdehnung der Rasen war eine weit geringere, ebenso war die Anzahl der entwickelten Archegonstände bedeutend spärlicher als im Jahre 1915. An keinem Standort und unter keiner der geschaffenen Lebensbedingungen gelang es aber auch, die Entwicklung der vegetativen Sprosse an den Archegonständen hervorzurufen.

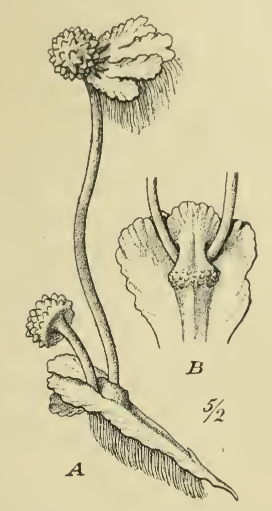


Fig. 6. *A* Primärer Thallus an der Spitze durch Gabelung in fünf Abschnitte geteilt. Der eine der zwei Archegonträger zeigt an dem vegetativen Sproß die gleiche Verzweigung, wie sie der primäre Thallus aufweist. — *B*. Dle Antheridien, die hinter den beiden Archegonträgern stehen, sind in eine besonders fleischige, callöse Erhöhung eingesenkt.

Die Belichtung scheint mir bei der Entstehung der Sprosse kaum einen besonderen Einfluß zu haben. Wieweit die Bodenverhältnisse dabei in Frage kommen, läßt sich nach dem negativen Erfolg der Versuche nicht feststellen. Es muß bei Beantwortung der Frage berücksichtigt werden, daß 1915 unter einer sehr großen Anzahl von *Fimbriaria*-Pflanzen, die alle den gleichen Belichtungs- und Bodenverhältnissen ausgesetzt waren, nur ein recht geringer Prozentsatz von ihnen Archegonstände mit vegetativen Sprossen hervorgebracht hat.

Bis zum Anfang 1918 konnte ich meine Beobachtungen an den *Fimbriaria*-Pflanzen fortsetzen. Allmählich war es aber durch die ungünstigen Verhältnisse des Krieges nicht mehr möglich, das Gewächshaus so in Stand zu halten, wie es notwendig gewesen wäre. So ist nur noch ein spärlicher Rest vegetativer Thalli von der früher so üppig entwickelten *Fimbriaria Zollingeri* übrig geblieben.

Fälle, in denen die »Stände« der *Marchantiales* ihren Charakter als Träger der Sexualorgane verändert haben, sind von verschiedenen Autoren beschrieben worden. Ein meinen Befunden ähnlicher Fall von vegetativer Sproßbildung an den Ständen von Lebermoosen wurde von Goebel[1]) beobachtet. Dieser fand an den Antheridienträgern von *Lunularia vulgaris* Sprosse, die er folgendermaßen beschreibt: »Die Antheridienträger von *Lunularia* sind Scheiben mit nach oben gebogenem Rande. Diese Scheiben können zu-

1) Goebel, Organographie der Pflanzen. Zweiter Teil, Heft 1 (1915), S. 687, 688.

weilen noch vegetative Sprosse hervorbringen.« Da GOEBEL keine weiteren Angaben macht über die Aufhebung der generativen Funktion durch die vegetative Tätigkeit der Träger mit Ventralsprossen und ich aus der von ihm gegebenen Abbildung eine solche auch nicht entnehmen kann, so muß ich annehmen, daß sich die Antheridienträger mit den vegetativen Ventralsprossen im übrigen in der Ausbildung von Spermatozoiden vollständig normal verhalten.

In einer ausführlichen Arbeit behandelt DOPOSCHEG-UHLÁR das Thema der Brutbecherbildung an den Ständen[1]). Er fand Brutbecher an den Antheridienständen eines javanischen Lebermooses, *Marchantia geminata* Nees. Das von DOPOSCHEG-UHLÁR geschilderte Verhalten der Antheridienstände zeigt in mancher Hinsicht Ähnlichkeit mit den von mir bei *Fimbriaria Zollingeri* geschilderten Verhältnissen. DOPOSCHEG-UHLÁR sagt von *Marchantia geminata*: »Bei der javanischen *Marchantia geminata* können die Antheridienstände vom generativen Zustande in den vegetativen übergehen, indem einzelne Strahlen aufhören, Antheridien zu bilden, am Scheitel thallusartig weiterwachsen und Brutbecher erzeugen.«

Diese bei *Marchantia geminata* gemachten Beobachtungen zeigen insofern eine Übereinstimmung mit dem Verhalten von *Fimbriaria Zollingeri*, als dort wie hier die Stände »vom generativen Zustande in den vegetativen übergehen«.

Die Mittel, mit denen in beiden Fällen die vegetative Vermehrung erreicht wird, sind jedoch in dem einzelnen ganz verschieden voneinander.

Bei *Marchantia geminata* werden Antheridienstände gebildet; einzelne Strahlen eines Standes können Antheridien entwickeln, während andere Strahlen desselben Standes mit der Bildung derselben aufhören und thallusartig weiterwachsen.

Bei *Fimbriaria Zollingeri* werden Archegonträger ausgebildet; in den von mir geschilderten anormalen Fällen werden manchmal an einem Archegonstand noch Archegonien entwickelt, während seltener die Archegonien gar nicht mehr angelegt werden. In dem letzteren Fall ist also bei *Fimbriaria Zollingeri* schon eine viel weitergehende Reduktion eingetreten als bei *Marchantia geminata*. Das vegetative Wachstum erfolgt dann bei *Fimbriaria Zollingeri* durch ventrale Sproßbildung an den Archegonständen.

Bei *Marchantia geminata* wird durch Weiterwachsen der Strahlen ein neuer Thallus geschaffen, an dem die Brutbecher, also Organe der vegetativen Vermehrung, entstehen.

Bei *Fimbriaria Zollingeri* entwickelt sich aus dem Archegonstand ein

---

1) DOPOSCHEG-UHLÁR, Über äußere und innere Brutbecherbildung an den Antheridienständen von *Marchantia geminata*. Flora, Bd. 108 (1915), S. 261.

neuer Thallus, an dem ein sekundärer Archegonstand, also ein Organ der generativen Fortpflanzung entsteht, bei dem aber die Geschlechtlichkeit stets vollkommen erloschen ist.

Auch in den Fällen, wo bei *Fimbriaria Zollingeri* an dem Vegetationspunkt des Mikrothallus kein Archegonstand, sondern ein vegetativer Sproß gebildet wird, also ein Organ der vegetativen Vermehrung, besteht ebenfalls ein Unterschied zwischen den beiden Fällen. *Marchantia geminata* bringt an den thallusartigen, vergrößerten Strahlen Brutkörper hervor, es wird also ein Zwischenstadium gebildet, aus dem sich erst ein normaler Thallus entwickeln soll.

Bei *Fimbriaria Zollingeri* entstehen an den Mikrothalli vollkommen ausgebildete sekundäre und tertiäre Thalli mit Rhizoiden und Ventralschuppen.

Von Leitgeb[1]) liegt ferner eine kurze Publikation vor, in welcher dieser einen »monströsen weiblichen Hut von *Marchantia polymorpha*« beschreibt, bei dem »ringum an der Unterseite ... und genau an den Stellen, wo an normal gebauten Hüten die Archegonien stehen, sich zahlreiche Brutknospenbehälter finden«. Ob in den Brutknospenbehältern noch Brutknospen entwickelt werden, läßt sich aus den Angaben von Leitgeb nicht ersehen; doch ist es wohl anzunehmen, da Leitgeb das Fehlen derselben erwähnt haben würde.

Erwähnen möchte ich zum Schluß noch der Vollständigkeit halber die Veröffentlichung von J. Klein[2]). Klein fand bei *Marchantia polymorpha* an weiblichen und an männlichen Infloreszenzstielen Aussprossungen, die in den Wurzelrinnen entstanden.

Während bei *Fimbriaria Zollingeri* die vegetativen Sprosse sich ohne jede Berührung mit dem Erdboden entwickelt hatten, gibt Klein von den Sprossen von *Marchantia polymorpha* an, »ihre Ausbildung erfolgte, wenn die Stiele zufällig geknickt mit dem Boden in Berührung kommen, oder vielleicht auch, wenn die Stiele, an ihrem unteren Teil abfaulend, von selbst zu Boden fallen«.

Ich habe die von mir beobachteten Fälle von vegetativer Sproßentwicklung, sowie die Bildung von sekundären Archegonständen an den Sprossen, die Unterdrückung der Sporogone an den primären und das völlige Sterilwerden der sekundären Archegonstände von *Fimbriaria Zollingeri* so ausführlich beschrieben, da, soweit ich die Literatur verfolgen konnte, kein gleicher Fall bekannt geworden ist.

Die Untersuchung von *Fimbriaria Zollingeri* hat ergeben, daß die an dem Archegonstand gefundenen Mikrothalli einen rein vegetativen Ur-

---

1) Leitgeb, Verhandlungen der botanischen Sektion der 48. Versammlung deutscher Naturforscher. Graz (1875). Botan. Zeitung (1875), S. 747.

2) Klein, Über Sprossungen an den Infl.-Strahlen von *March. polymorpha*. Botan. Zentralbl. (1881), S. 26.

sprung haben, die Archegonstände also in diesem Falle nicht mehr Zweige begrenzten Wachstums sind.

Ferner hat die Untersuchung gezeigt, daß durch die übermäßige vegetative Tätigkeit der Pflanzen die generative Entwicklung gehemmt wird, ja in einzelnen Fällen die Ausbildung der Sexualorgane ganz unterbleibt.

Weiter konnte ich feststellen, daß vegetative Sprosse nicht nur entweder ventral oder aber lateral entstehen, sondern sich auch ventral und zugleich lateral entwickeln können, indem die Zellen der Unter- und der Oberseite des Thallus gleichzeitig auswachsen.

Im Zusammenhang mit dem starken vegetativen Wachstum scheint mir ferner die bei den Mikrothalli im allgemeinen gefundene übernormale Ausbildung der Mittelrippe (des geschlossenen isodiametrischen Gewebes) zu stehen, das in einem Fall wohl auch zu der starken Ausdehnung des isodiametrisch-parenchymatischen Gewebes in dem Kopf des primären Archegonstandes beigetragen hat.
